

Os Diplópodes e suas Associações com Microrganismos na Ciclagem de Nutrientes



República Federativa do Brasil

Luiz Inácio Lula da Silva
Presidente

Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Roberto Rodrigues
Ministro

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Conselho de Administração

Luis Carlos Guedes Pinto
Presidente

Silvio Crestana
Vice-Presidente

Alexandre Kalil Pires

Ernesto Paterniani

Hélio Tollini

Marcelo Barbosa Saintive
Membros

Diretoria Executiva

Silvio Crestana
Diretor Presidente

Tatiana Deane de Abreu Sá

José Geraldo Eugênio de França

Kepler Euclides Filho

Diretores Executivos

Embrapa Agrobiologia

José Ivo Baldani
Chefe Geral

Eduardo Francia Carneiro Campello
Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento

Rosângela Stralotto
Chefe Adjunto Administrativo



*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro Nacional de Pesquisa em Agrobiologia
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

ISSN 1517-8498

Setembro/2005

Documentos 199

Os Diplópodes e suas Associações com Microrganismos na Ciclagem de Nutrientes

Maria Elizabeth Fernandes Correia
Adriana Maria de Aquino

*Seropédica – RJ
2005*

Exemplares desta publicação podem ser adquiridas na:

Embrapa Agrobiologia

BR465 – km 7

Caixa Postal 74505

23851-970 – Seropédica/RJ, Brasil

Telefone: (0xx21) 2682-1500

Fax: (0xx21) 2682-1230

Home page: www.cnpab.embrapa.br

e-mail: sac@cnpab.embrapa.br

Comitê Local de Publicações: Eduardo F. C. Campello (Presidente)
José Guilherme Marinho Guerra
Maria Cristina Prata Neves
Verônica Massena Reis
Robert Michael Boddey
Maria Elizabeth Fernandes Correia
Dorimar dos Santos Felix (Bibliotecária)

Expediente:

Revisores e/ou ad hoc: Elen de Lima Aguiar Menezes e Alexander Silva de Resende

Normalização Bibliográfica: Dorimar dos Santos Félix

Editoração eletrônica: Marta Maria Gonçalves Bahia

1ª impressão (2005): 50 exemplares

C824d Correia, Maria Elizabeth Fernandes.

Os Diplópodes e suas associações com microrganismos na ciclagem de nutrientes / Adriana Maria de Aquino. Seropédica: Embrapa Agrobiologia, 2005. 41 p. (Embrapa Agrobiologia. Documentos, 199).

ISSN 1517-8498

1. Diplópode. I. Aquino, Adriana Maria de, colab. II. Embrapa. Centro Nacional de Pesquisa de Agrobiologia (Seropédica, RJ). III. Título. IV. Série.

CDD 595.66

Autores

Maria Elizabeth Fernandes Correia

Bióloga, PhD em Ciência do Solo, Pesquisadora da Embrapa Agrobiologia.

BR 465, km 7 – Caixa Postal 74505, Cep 23851-970, Seropédica/RJ

e-mail: ecorreia@cnpab.embrapa.br

Adriana Maria de Aquino

Bióloga, PhD em Ciência do Solo, Pesquisadora da Embrapa Agrobiologia.

BR 465, km 7 – Caixa Postal 74505, Cep 23851-970, Seropédica/RJ

e-mail: adriana@cnpab.embrapa.br

URBASEK, F.; TAJOVSKY, K. The influence of food and temperature on enzymatic activities of the millipede *Glomeris hexasticha* (Diplopoda) **Revue d'Ecologie Biologie du Sol**, Paris, v. 28, p.155-163, 1982.

SEASTEDT, T. R. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 29, p. 25-46, 1984.

SMIT, A. M.; VAN AARDE, J. The influence of millipedes on selected soil elements: a microcosm study on three species occurring on coastal sand dunes. **Functional Ecology**, London, v. 15, p. 51-59, 2001.

STRIGANOVA, B. R.; PRISHUTOVA, Z. G. Food requirements in the dry steppe subzone of the URSS. **Pedobiologia**, Jena, v. 34, p. 37-41, 1990.

SULKAVA, P.; HUHTA, V.; LAAKSO, J.; GYLÉN, E. R. Influence of soil fauna and habitat patchiness on plant (*Betula pendula*) growth and carbon dynamics in a microcosm experiment. **Oecologia**, New York, v. 129, p. 133-138, 2001.

SWIFT, M. J.; HEAL, O. W.; ANDERSON, J. M. **Decomposition in terrestrial ecosystems**. Oxford: Blackwell, 1979. v. 5. 372 p.

TAJOVSKÝ, K.; ŠANTRUCKOVÁ, H.; HÁNEL, L.; BALÍK, V.; LUKEŠOVÁ, A. Decomposition of faecal pellets of the millipede *Glomeris hexasticha* (Diplopoda) in forest soil. **Pedobiologia**, Jena, v. 36, p. 146-158, 1992.

TAYLOR, E. C.; CRAWFORD, C. S. Microbial gut symbionts and desert detritivores. **Scientific Reviews on Arid Zone Research**, New Delhi, v. 1, p. 37-52, 1982.

TEUBEN, A.; ROELOFSMA, T. A. P. J. Dynamic interactions between functional groups of soil arthropods and microorganisms during decomposition of coniferous litter in microcosm experiments. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 9, p. 145-151, 1990.

TEUBEN, A.; VERHOEF, H. A. Direct contribution by soil arthropods to nutrient availability through body and fecal nutrient content. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 14, p. 71-75, 1992.

Apresentação

A preocupação crescente da sociedade com a preservação e a conservação ambiental tem resultado na busca pelo setor produtivo de tecnologias para a implantação de sistemas de produção agrícola com enfoques ecológicos, rentáveis e socialmente justos. O enfoque agroecológico do empreendimento agrícola se orienta para o uso responsável dos recursos naturais (solo, água, fauna, flora, energia e minerais).

Dentro desse cenário, a Embrapa Agrobiologia orienta sua programação de P&D para o avanço de conhecimento e desenvolvimento de soluções tecnológicas para uma agricultura sustentável.

A agricultura sustentável, produtiva e ambientalmente equilibrada apoia-se em práticas conservacionistas de preparo do solo, rotações de culturas e consórcios, no uso da adubação verde e de controle biológico de pragas, bem como no emprego eficiente dos recursos naturais. Infere-se daí que os processos biológicos que ocorrem no sistema solo/planta, efetivados por microrganismos e pequenos invertebrados, constituem a base sobre a qual a agricultura agroecológica se sustenta.

O documento 199/2005 traz toda uma descrição, bastante detalhada, sobre a anatomia básica e taxonômica dos diplópodes, vulgarmente conhecidos como gongolos, piolhos-de-cobra ou embuás, assim como discute a importância dos mesmos no processo de ciclagem de nutrientes no solo. O documento ainda aborda as interações entre os gongolos com os microrganismos presentes no solo mostrando como os resíduos vegetais influenciam na diversidade de microrganismos presentes no tubo digestivo desses organismos da fauna do solo.

José Ivo Baldani
Chefe Geral da Embrapa Agrobiologia

SUMÁRIO

1. Introdução.....	7
2. Anatomia Básica.....	9
2.1. Morfologia externa	9
2.2. Anatomia interna	13
3. Taxonomia da Classe Diplópoda	15
4. Importância dos Diplópodes na Ciclagem de Nutrientes	19
5. Interações com Microrganismos	25
6. Considerações Finais.....	31
7. Referências Bibliográficas	32

MCCAIG, A. E.; GLOVER, L. A.; PROSSER, J. I. Numerical analysis of grassland bacterial community structure under different land management regimes using 16S rDNA sequence data and DGGE banding patterns. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 67, p. 4554-4559, 2001.

MUYZER, G.; de WAAL, E. C.; UITTERLINDEN, A. G. Profiling of complex microbial populations by denaturing gradient gel electrophoresis analysis of polymerase chain reaction-amplified genes coding for 16S rRNA. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 59, p. 695-700, 1993.

NEUHAUSER, E. F.; HARTENSTEIN, R. On the presence of O-dimethylase activity in invertebrates. **Comparative Biochemistry and Physiology**, New York, v. 53C, p. 37-39, 1976.

NEUHAUSER, E. F.; HARTENSTEIN, R., CONNORS, W. J. Soil invertebrates and the degradation of vanillin, cinnamic acid, and lignins. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 10, p. 431-435, 1978.

PRICE, W. P. An overview of organismal interactions in ecosystems in evolutionary and ecological time. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v. 2, p. 369-377, 1988.

PROSSER, J. I. Molecular and functional diversity in soil micro-organisms. **Plant and Soil**, Hague, v. 244, p. 9-17, 2002.

RANJARD, L.; POLY, F.; COMBRISSE, J.; RICHAUME, A.; GOURBIÈRE, F.; THIOLOUSSE, J.; NAZARET, S. Heterogeneous cell density and genetic structure of bacterial pools associated with various soil microenvironments as determined by enumeration and DNA fingerprinting approach (RISA). **Microbial Ecology**, New York, v. 39, p. 263-272, 2000.

ROTH-HOLZAPFEL, M. Multi-element analysis of invertebrate animals in a forest ecosystem (*Picea abies* L.). In: LEITH, H.; MERKERT, B. (Ed.). **Element concentrations cadasters in ecosystems**. Weinheim: VCH, 1990. p. 192-198.

KÖHLER, H. R.; ALBERTI, G.; STORCH, V. The influence of mandibles of Diplopoda on the food – a dependence of fine structure and assimilation efficiency. **Pedobiologia**, Jena, v. 35, p. 108-116, 1991.

KOZDRÓJ, J.; van ELSAS, J. D. Structural diversity of microbial communities in arable soils of a heavily industrialised area determined by PCR- DGGE fingerprinting and FAME profiling. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 17, p. 31-42, 2001.

LAVELLE, P.; LATTAUD, C.; TRIGO, D.; BAROIS, I. Mutualism and biodiversity in soils. **Plant and Soil**, Hague, v. 170, p. 23-33, 1995.

LAVELLE, P.; SPAIN, A. V.; BLANCHART, E.; MARTIN, A.; MARTIN, S. Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. In: LAL, R.; SANCHEZ, P. A. (Ed.). **Myths and science of soils of the tropics**. Madison: SSSA/ASA, 1992. P. 157-185. (SSSA Special Publication, 29).

MARSCHNER, P.; YANG, C. -H.; LIEBEREI, R.; CROWLEY, D. E. Soil and plant specific effects on bacterial community composition in the rizosphere. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 33, p. 1437-1445, 2001.

MARTIN, A.; MARINISSEN, J. C. Y. Biological and physico-chemical processes in excrements of soil animals. **Geoderma**, Amsterdam, v. 56, p. 331-347, 1993.

MARTIN-LAURENT, F.; PHILIPPOT, L.; HALLET, S.; CHAUSSOD, R.; GERMON, J. C.; SOULAS, G.; CATROUX, G. DNA extraction from soils: old bias for new microbial diversity analysis methods. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 67, p. 2354-2359, 2001.

McBRAYER, J. F. Exploitation of deciduous leaf litter by *Apheloria montana* (Diplopoda: Eurydesmida). **Pedobiologia**, Jena, v. 13, p. 90-98, 1973.

MCCAIG, A. E.; GLOVER, L. A.; PROSSER, J. I. Molecular analysis of eubacterial community structure and diversity in unimproved and improved upland grass pastures. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 65, p. 1721-1730, 1999.

Os Diplópodes e suas Associações com Microrganismos na Ciclagem de Nutrientes

Maria Elizabeth Fernandes Correia
Adriana Maria de Aquino

1. Introdução

Os diplópodes, conhecidos vulgarmente como gongôlos, piolhos-de-cobra ou embuás, formam um segmento importante da macrofauna saprófaga (GEOFFROY, 1981; KIME & WAUTHY, 1984; DANGERFIELD & TELFORD, 1991, 1992) e contribuem para a decomposição da matéria orgânica do solo (HOPKIN & READ, 1992), numa atividade combinada à das minhocas (DAVID, 1987). Suas fezes intensificam a ação microbiana de mineralização (ARPIN et al., 1986, DANGERFIELD, 1990, 1994; HOPKIN & READ, 1992; TAJOVSKÝ et al., 1992) e sua motilidade superficial e subterrânea influencia a natureza física do solo e da serrapilheira, alterando sua porosidade, umidade e transporte de substâncias (DANGERFIELD & TELFORD, 1991).

O impacto dos diplópodes nos processos do solo é variável em função das características tanto das espécies, quanto do próprio sistema em questão. Através da sua atividade alimentar e produção de fezes, esses invertebrados são capazes de produzir uma estrutura granular importante em muitos tipos de solo (HOLE, 1981). No entanto, o principal efeito dos diplópodes no ecossistema se dá pela sua atividade fragmentadora da serrapilheira, que estimula a atividade microbiana e influencia indiretamente o fluxo de nutrientes (ANDERSON & LEONARD, 1988; ANDERSON et al., 1985).

A classe Diplopoda se distingue das outras três classes de Myriapoda (Chilopoda, Symphyla e Pauropoda) por terem dois pares de pernas por segmento. Até o momento existem cerca de 10.000 espécies de diplópodes descritas e que variam em tamanho de 2 mm a 30 cm de comprimento (HOPKIN & READ, 1992). Para a região Neotropical até o momento foram descritas cerca de 1.200 espécies, com certeza muito aquém do que realmente existe

(GOLOVATCH et al., 1995). Podem ser classificados em 5 tipos ecomorfológicos, que revelam principalmente o tipo de habitat que exploram (EISENBEIS & WICHARD, 1987). São eles: os habitantes de casca de árvores, os rola-dores, os escavadores, os em forma de cunha e os perfuradores (Figura 1).

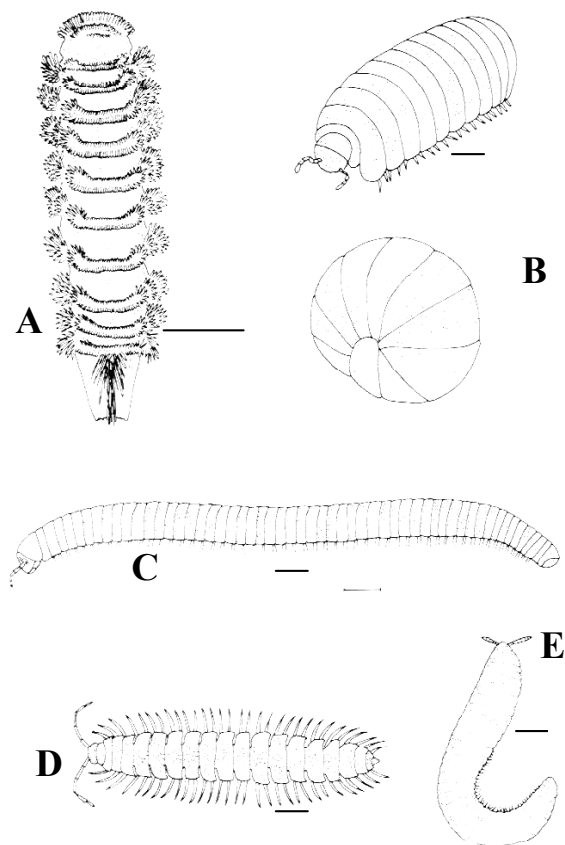


Figura 1-Tipos ecomorfológicos de diplópodes. A) Habitantes de casca de árvores; B) Rola-dores; C) Escavadores; D) Forma de Cunha; E) Perfuradores (HOPKIN & READ, 1992). - As barras de escala representam 1mm.

INESON, P.; ANDERSON, J. M. Aerobically isolated bacteria associated with the gut and faeces of the litter feeding macroarthropods *Oniscus asellus* and *Glomeris marginata*. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.17, p. 843-849, 1985.

INESON, P.; LEONARD, M. A.; ANDERSON, J. M. Effect of collembolan grazing upon nitrogen and cation leaching from decomposing leaf litter. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.14, p. 601-605, 1982.

INGHAM, R. E.; TROFYMOW, J. A.; INGHAM, E.; COLEMAN, D. C. Interactions of bacteria, fungi and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. **Ecological Monographs**, Durham, v. 55, p. 119-140, 1985.

JOCTEUR MONROZIER, L.; ROBIN, A. M. Action de la fauna du sol sur une litière de feuillu: application de techniques pyrolytiques a l'étude des modifications subies par les feuilles de charme (*Carpinus betulus*) ingérées par *Glomeris marginata*. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol**, Paris, v. 25, p. 203-214, 1988.

KAPLAN, D. L.; HARTENSTEIN, R. Studies on monooxygenases and dioxygenases in soil macroinvertebrates and bacterial isolates from the gut of the terrestrial isopod *Oniscus asellus* L. **Comparative Biochemistry and Physiology**, New York, v. 60B, p. 47-50, 1978.

KHEIRALLAH, A. M. The consumption and utilization of two different species of leaf litter by a laboratory population of *Orthomorpha gracilis* (Diplopoda: Polydesmoidea). **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 23, p. 14-19, 1978.

KIME, R. D.; WAUTHY, G. Aspects of relationships between millipedes, soil texture and temperature in deciduous forests. **Pedobiologia**, Jena, v. 26, p.387-402, 1984.

KNYSACK, I.; MARTINS, R. Myriapoda. In: BRANDÃO, C. R. F.; CANCELLO, E. M. (Ed.). **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil**. São Paulo: FAPESP, 1999. v. 5. p. 65-72.

KÖHLER, H. R.; ALBERTI, G. Morphology of the mandibles in the millipedes (Diplopoda, Arthropoda). **Zoologica Scripta**, v. 19, p. 195-202, 1990.

GOLOVATCH, S. I. Review of the Neotropical fauna of the milliped family Fuhrmannodesmidae, with the description of four new species from near Manaus, Central Amazonia, Brazil (Diplopoda, Polydesmida), **Amazoniana**, Manaus, v. 12, p. 207-226, 1992a.

GOLOVATCH, S. I. Review of the Neotropical genus *Onciurossoma* Silvestri, 1932, with the description of three new species from near Manaus, Central Amazonia, Brazil (Diplopoda, Polydesmida, Paradoxomatidae). **Amazoniana**, Manaus, v. 12, p. 227-237, 1992b.

GOLOVATCH, S. I. Further new Fuhrmannodesmidae from the vicinity of Manaus, Central Amazonia, Brazil, with a revision of *Cryptogonodesmus* Silvestri, 1898 (Diplopoda, Polydesmida), **Amazoniana**, Manaus, v. 13 (1-2), p. 131-161, 1994.

GOLOVATCH, S. I.; HOFFMAN, R. L.; ADIS, J.; MORAIS, J. W. Identification plate for the Millipede orders populating the Neotropical Region South of Central Mexico (Myriapoda, Diplopoda). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Amsterdam, v. 30, n. 3, p. 159-164, 1995.

HASSAL, M.; RUSHTON, S. P. The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. **Oecologia**, Berlin, v. 53, p. 374-381, 1982.

HÄTTENSCHWILLER, S.; BRETSCHER, D. Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO₂, N deposition and different soil types. **Global Change Biology**, v. 7, p. 565-579, 2001.

HOFFMAN, R. L. **Classification of the Diplopoda**. Muséum d'Histoire Naturelle, Genebra, 1979. 237 p.

HOFFMAN, R. L. A new species of *Epinannolene* from the Amazon Basin, Brazil (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). **Myriapodologica** (Radford. University), v. 1, p. 91-94, 1984.

HOLE, F. D. Effects of animals on soil. **Geoderma**, Amsterdam, v. 75, p. 75-112, 1981.

HOPKIN, S. P.; READ, H. J. **The biology of Millipedes**. New York: Oxford University Press, 1992. 233 p.

2. Anatomia Básica

2.1. Morfologia Externa

O corpo dos diplópodes pode ser dividido em três partes principais: cabeça, corpo e telson. Na cabeça encontram-se o aparelho bucal e diversas estruturas sensoriais como as antenas, os órgãos de Tömösvary e os olhos (quando existentes). A cápsula cefálica é geralmente bastante calcificada para facilitar a penetração no solo, serrapilheira e madeira em decomposição (Figura 2).

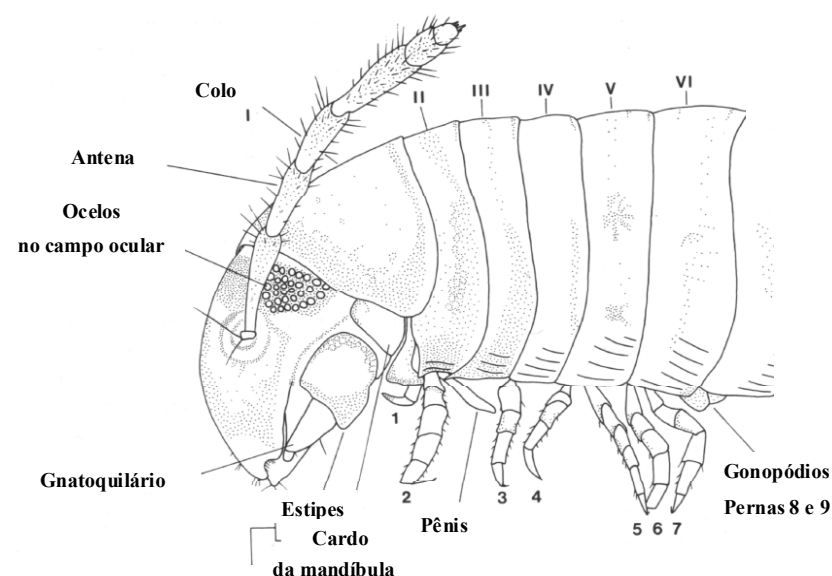


Figura 2- Cabeça e segmentos anteriores do corpo (I-VI) de um diplópode macho (modificado de HOPKIN & READ, 1992).

O corpo é geralmente longo e cilíndrico e consiste de vários anéis que portam em geral dois pares de pernas. A utilização do termo "anel" para identificar as unidades do corpo, em vez de segmento se justifica pela possibilidade de algumas estruturas terem migrado de outros segmentos durante o desenvolvimento embrionário (HOPKIN & READ, 1992). Em alguns grupos como os Polydesmida, a

existência de projeções laterais dão a impressão de achatamento dorso-ventral. Na face ventral do corpo estão presentes estruturas especializadas na transferência de esperma, os gonopódios.

O telson consiste em um anel pré-anal, frequentemente desenvolvido em uma projeção, um par de placas anais que formam uma válvula que se abre durante a defecação. A forma da projeção pode variar não só entre espécies, mas também dentro de uma mesma espécie. Entre o telson e os anéis posteriores com pernas, encontram-se um ou mais anéis ápodes, ou seja, desprovidos de pernas (Figura 3). Entre os anéis ápodes e o telson encontra-se a zona de proliferação, onde novos segmentos do tronco são adicionados e se desenvolvem, ou seja é a área de crescimento dos diplópodes.

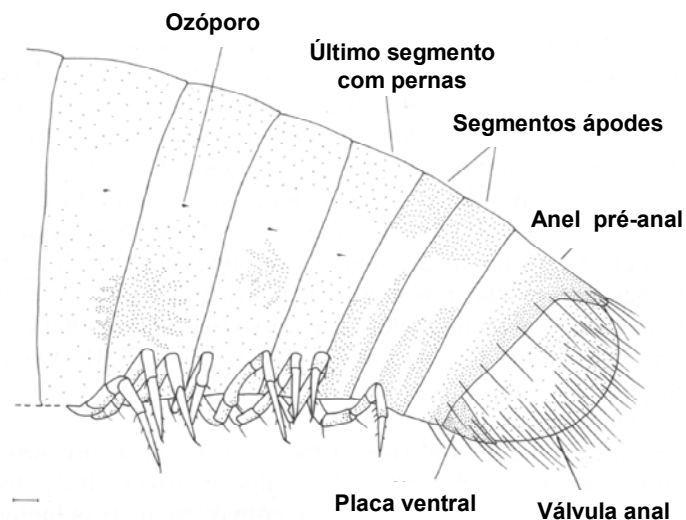


Figura 3 - Extremidade posterior de um diplópode, evidenciando os segmentos terminais e o telson ou anel pré-anal (modificado de HOPKIN & READ, 1992). Barra de escala = 0,1mm.

Cada anel do corpo, excetuando o colo (primeiro segmento), é constituído de duas regiões distintas: um prozonito anterior e um metazonito posterior. As glândulas de defesa, que em geral contém um líquido repugnatório, geralmente se abrem nos metazonitos

DANGERFIELD, J. M. Ingestion of leaf litter by millipedes: the accuracy of laboratory estimates for predicting litter turnover in the field. **Pedobiologia**, Jena, v. 38, p. 262-5, 1994.

DANGERFIELD, J. M.; MILNER, A. E. Millipede fecal pellet production in selected natural and managed habitats of southern Africa: Implications for litter dynamics. **Biotropica**, Washington, v. 28, n. 1, p. 113-120, 1996.

DANGERFIELD, J. M.; TELFORD, S. R. Seasonal activity patterns in julid millipeds in Zimbabwe. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 7, p. 281-285, 1991.

DANGERFIELD, J. M.; TELFORD, S. R. Species diversity of Julid millipedes: between habitats comparisons within the seasonal tropics. **Pedobiologia**, Jena, v. 36, p. 321-329, 1992.

DAVID, J. F. Relations entre les peuplements de Diplopodes et les types d'humus en forêt d'Orléans. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol**, Paris, v. 24, n. 4, p. 515-25, 1987.

DAVID, J. F. **Les peuplements des diplopodes d'un massif forestier tempère sur sols acides**. 1988. 225 p. Tese (Doutorado) - Université de Paris VI. Paris.

EISENBEIS, G.; WICHARD, W. **Atlas on the biology of soil arthropods**. Berlin: Springer-Verlag, 1987. 437 p.

EISNER, T.; ALSOP, D.; HICKS, K.; MEINWALD, J. Defensive secretions of millipedes. In: BETTINI, S. (Ed.). **Arthropod venoms**. Berlin: Springer-Verlag, 1978. p. 41-72. (Handbook of Pharmacology n. 48).

ENGHOFF, H. Phylogeny of millipedes- a cladistic analysis. **Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung**, Berlin, v. 22, p. 8-26, 1984.

GEOFFROY, J. J. Étude d'un écosystème forestier mixte V.- Traits généraux du peuplement de diplopodes édaphiques. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol**, Paris, v.18, p. 357-72, 1981.

BYZOV, B. A.; KURAKOV, A. V.; TRETYAKOVA, E. B.; THANH, V. N.; LUU, N. D. T.; RABINOVICH, Y. M. Principles of the digestion of microorganisms in the gut of soil millipedes: specificity and possible mechanisms. **Applied Soil Ecology**, Oxford, v. 9, p. 145-151, 1998b.

CARREL, J. E. Chemical defense in the pill millipede *Glomeris marginata*. In: PROCEEDINGS OF THE 7TH INTERNATIONAL CONGRESS OF MYRIAPODOLOGY, 7., 1990, Leiden. **Proceedings...** Leiden: Brill Academic Pub, 1990. p. 157-164.

CONNER, W. E.; JONES, T.H.; EISNER, T.; MEINWALD, J. Benzoyl cyanide in the defensive secretion of a polydesmoid millipedes. **Experientia**, Basel, v. 33, p. 206- 207, 1977.

CORREIA, M. E. F. **Organização da comunidade de macroartrópodos edáficos em um ecossistema de Mata Atlântica de Tabuleiros, Linhares (E.S.)**. 1994. 78 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Pós-Graduação em Ecologia, Rio de Janeiro, RJ.

CORREIA, M. E. F. **Distribuição, preferência alimentar e transformação de serrapilheira por diplópodes em sistemas florestais**. 2003. 100 p. Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ.

COÛTEX, M. M.; ALOUI, A.; KURZ-BESSON, C. *Pinus halepensis* litter decomposition in laboratory microcosms as influenced by temperature and a millipede, *Glomeris marginata*. **Applied soil Ecology**, Amsterdam, v. 20, p. 85-96, 2002.

CRAWFORD, C. S.; BERCOVITZ, K.; WARBURG, M. R. Regional environments, life-history patterns and habitat use of Spirostreptid millipedes in arid regions. **Zoological Journal of the Linnean Society of London**, London, v. 89, p. 63-88, 1987.

DANGERFIELD, J. M. Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. **Pedobiologia**, Jena v. 34: 141-50, 1990.

(Figura 4). Os diplópodes apresentam três tipos de glândulas de defesa, que variam em sua morfologia e no tipo de substância secretada. O tipo I, encontrado na ordem Glomerida, secretam quinazolinonas e têm efeito anti predatório, sedativo e tóxico para os predadores (CARREL, 1990). O tipo II por sua vez, ocorre na maioria das ordens de diplópodes, incluindo Spirobolida, Spirostreptida, Julida, Callipodida, Platydesmida, e Polyzonida. Estas glândulas contém uma grande variedade de substâncias químicas, a maioria de baixo peso molecular, sendo as benzoquinonas as mais comuns (EISNER et al., 1978). As glândulas do tipo III são exclusivas da ordem Polydesmida e as únicas capazes de produzir cianetos (CONNER et al., 1977).

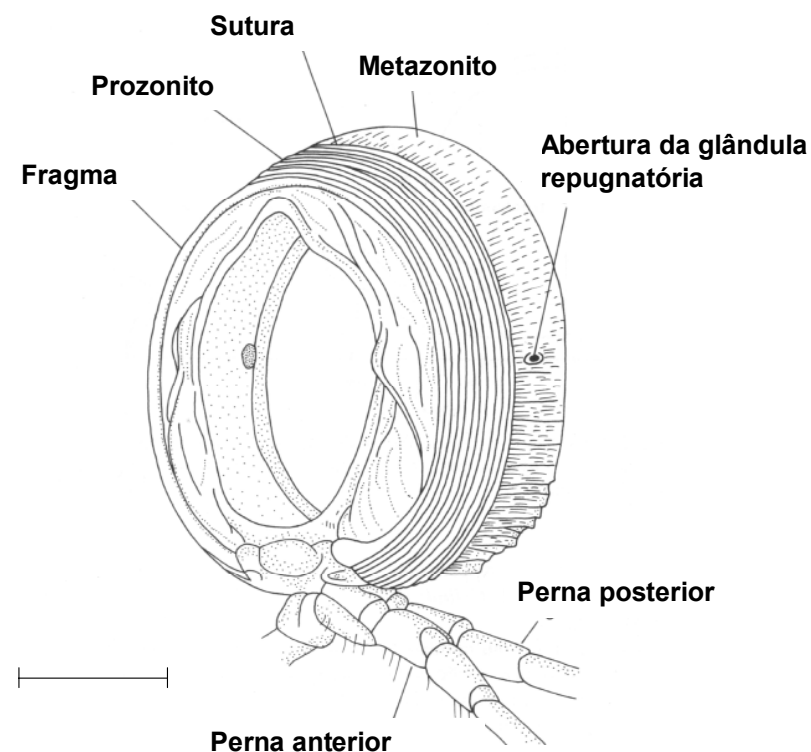


Figura 4 - Visão lateral da estrutura básica de um anel nos diplópodes quilognatos (modificado de HOPKIN & READ, 1992). Barra de escala = 0,5 mm.

Embora não se tenha notícia de casos de envenenamento fatal em humanos, decorrente do contato com estas substâncias de defesa dos diplópodes, estas secreções podem ocasionar lesões e necrose em áreas do corpo com pele mais sensível e até mesmo cegueira, em contato direto com os olhos.

As pernas dos diplópodes estão localizadas ventralmente e possuem oito segmentos: coxa, trocânter, pré-fêmur, fêmur, pós-fêmur, tíbia, tarso e garra (Figura 5).

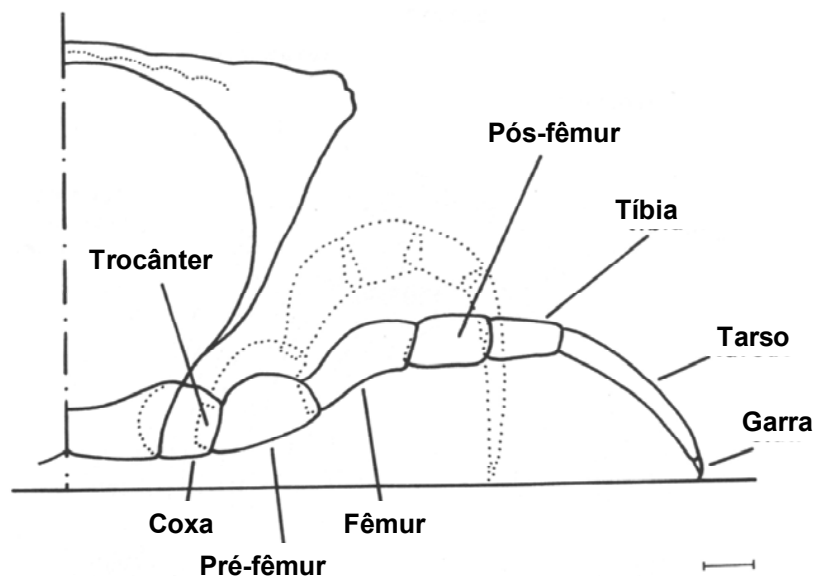


Figura 5 - Perna de um diplópode polidésmodo, evidenciando todos os segmentos (modificado de HOPKIN & READ, 1992). Barra de escala = 0,3 mm.

O aparelho bucal dos diplópodes consiste de um par de mandíbulas e um par de maxilas. Cada mandíbula é dividida em 3 partes: o cardo, as estipes e o lobo gnatal móvel que possui dentes e uma superfície raspadora (BARNES, 1984) e tem como função fragmentar o material vegetal em minúsculas partículas. Ventralmente, as mandíbulas são cobertas pelo gnatoquilário, que é formado pela maxila. Esta estrutura forma o assoalho da cavidade

ARPIN, P.; DAVID, J. F.; GUITTONNEAU, G. G.; KILBERTIUS, G.; PONGE, J. F.; VANNIER, G. Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. II- Microbiologie et expériences au laboratoire. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol**, Paris, v. 23, p. 119-53, 1986.

BARDGETT, R. D.; KEILLER, S.; COOK, R.; GILBURN, A. S. Dynamic interactions between soil animals and microorganisms in upland grassland and soils amended with sheep dung: a microcosm experiment. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 30, p. 531-539, 1998.

BARNES, R. D. **Zoologia dos invertebrados**. São Paulo: Roca, 1984. 1179 p.

BAROIS, I. **Interactions entre les vers de terre (Oligochaeta) tropicaux géophages et la microflore pour l'exploitation de la matière organique du sol**. 1987. 301 p. Tese (Doutorado) - University of Paris VI, Paris.

BECK, L.; FRIEBE, B. Vewertung von Kohlenhydraten bei *Oniscus asellus* (Isopoda) und *Polidesmus angustus* (Diplopoda). **Pedobiologia**, Jena, v. 21, p. 19-29, 1981.

BIGNELL, D. E. Relative assimilations of ^{14}C -labelled microbial tissues and ^{14}C -plant fibre ingested with leaf litter by the milliped *Glomeris marginata* under experimental conditions. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 21, p. 819-827, 1989.

BLOWER, J. G. Millipedes. In: KERMACK, D. M.; BARNES, R. S. K. (Ed.). **Synopsis of the British fauna**. London: Brill Backhuys for Linnean Society of London, 1985.

BYZOV, B. A.; CHERNJAKOVSKAYA, T. F.; ZENOVA, G. M.; DOBROVOLSKAYA, T. G. Bacterial communities associated with soil diplopods. **Pedobiologia**, Jena, v. 40, p. 67-79, 1996.

BYZOV, B. A.; THANH, V. N.; BAB'EVA, I. P.; TRETYAKOVA, E. B.; DYVAK, I. A.; RABINOVICH, Y. M. Killing and hidrolytic activities of the gut fluid of the millipede *Pachyulus flavipes* C.L. Koch on yeast cells. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 30, p. 1137-1145, 1998a.

pesquisa e demonstra um grande potencial para aplicação em várias situações.

A utilização de outros organismos da fauna de solo, inclusive os diplópodes na compostagem de resíduos orgânicos, quer seja isoladamente, ou em conjunto, representaria uma nova perspectiva científica e tecnológica, dentro da biota do solo. Na verdade, isso já ocorre naturalmente nas pilhas de compostagem, onde várias espécies de diplópodes atuam em conjunto. O que falta portanto, é uma otimização desta funcionalidade e uma série de informações que ainda precisam ser levantadas pela pesquisa.

7. Referências Bibliográficas

ABBADIE, L.; LEPAGE, M. The role of subterranean fungus comb chambers (Isoptera, Macrotermitinae) in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Côte d'Ivoire). **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 21, p. 1067-1071, 1989.

ABE, T.; HIGASHI, M. Cellulose centered perspective on terrestrial community structure. **Oikos**, Copenhagen, v. 60, p. 127-133, 1991.

ANDERSON, J. M.; HUIH, S. A.; INESON, P.; LEONARD, M. A.; SPLATT, P. R. Interactions of invertebrates, microorganisms and tree roots in nitrogen and mineral fluxes in deciduous woodland soils. In: FITTER, A. H.; ATKINSON, D.; READ, D. J.; USHER, M. B. (Ed.). **Ecological interactions in soil**. Oxford: Blackwell, 1985. p. 377-392.

ANDERSON, J. M.; INESON, P. Interactions between soil arthropods and microbial populations in carbon, nitrogen and mineral nutrient fluxes from decomposing leaf litter. In: LEE, J.; McNEILL, S. (Ed.). **Nitrogen as an ecological factor**. Oxford: Blackwell Scientific, 1983. p. 413-432.

ANDERSON, J. M.; LEONARD, M. A. Tree root and macrofauna effects on nitrification and nitrogen losses from deciduous leaf litter. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol**, Paris, v. 25, p. 373-384, 1988.

bucal e possui um grande número de órgãos sensoriais na sua borda (HOPKIN & READ, 1992).

Em diplópodes que se alimentam de serrapilheira, a densidade dos dentes na lamela pectinada determina o tamanho dos fragmentos ingeridos (KÖHLER & ALBERTI, 1990) (Figura 6). O tamanho das partículas, por sua vez, está correlacionado com a eficiência digestiva, quanto menores os fragmentos, maior é a proporção de alimento assimilado.

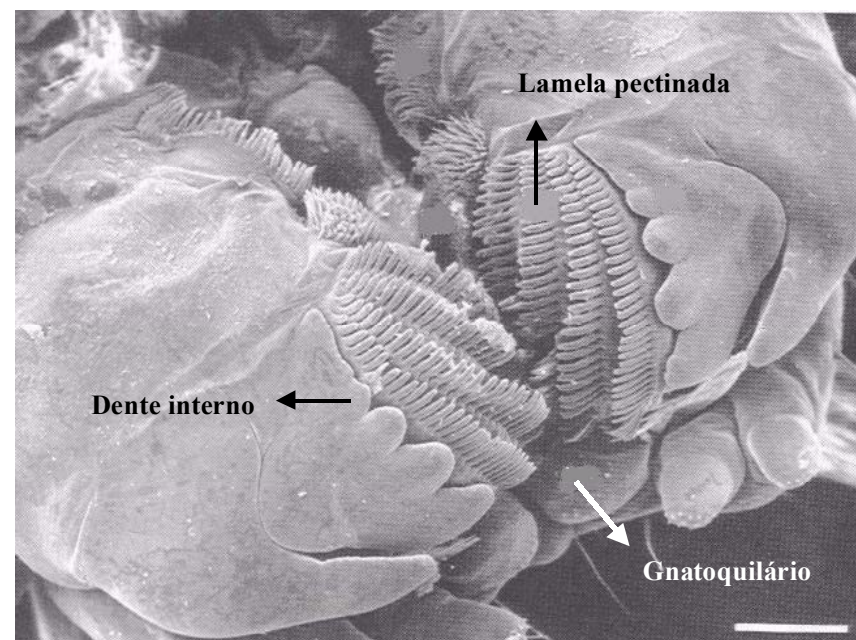


Figura 6- Fotomicrografia de varredura dos lobos gnatais na sua posição natural na cavidade oral de *Julus scandinavus* (modificado de KÖHLER & ALBERTI, 1990). Barra de escala = 100 μ m.

2.2. Anatomia Interna

O trato digestivo é um tubo reto que vai da boca até o ânus, com um longo intestino médio. As glândulas salivares estão localizadas na cavidade pré-bucal. O par anterior encontra-se na cabeça e o par posterior fica ao redor do intestino anterior e se abre na superfície

interna do gnatoquilário (BARNES, 1984). Uma constrição separa o intestino médio do longo intestino posterior (reto). A digestão ocorre no intestino médio, onde as enzimas são secretadas nas partículas alimentares pelas células do epitélio, ou são derivadas de microrganismos associados ou ingeridos acidentalmente (Figura 7).

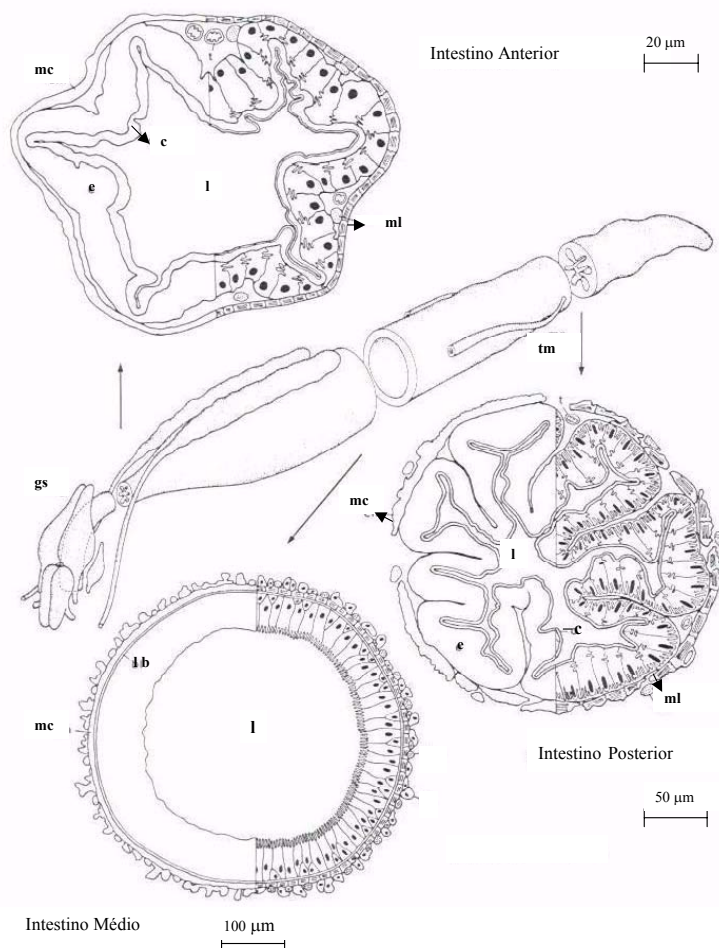


Figura 7- Diagrama esquemático do trato intestinal de *Craspedosoma alemannicum* e secções do intestino anterior, médio e posterior (modificado de KÖHLER et al. (1991). c- cutícula; e- epitélio; gs- glândula salivar; l- luz do intestino; lb- lâmina basal; mc- musculatura circular; ml- musculatur longitudinal; tm- túbulo de Malpighi.

Além disso, as comunidades bacterianas de *T. corallinus* e *L. sorornus* foram mais similares entre si do que em relação a *R. padbergi*. Como estas duas primeiras espécies possuem uma grande proximidade taxonômica e filogenética, tendo sido inclusive já classificadas dentro do mesmo gênero, é possível que os mecanismos de regulação das populações microbianas tenham evoluído a partir de interações já existentes em um ancestral comum a estas espécies. Ao longo do tempo evolutivo, as modificações que foram ocorrendo durante o processo de especiação destes diplópodes estiveram mais relacionadas à forma do corpo e à estrutura dos gonopódios do que a características anatômicas e fisiológicas do tubo digestivo.

De acordo com LAVELLE et al. (1992), a interação da fauna de solo com microrganismos e plantas é capaz de modificar funcional e estruturalmente o sistema solo, exercendo uma regulação sobre os processos de decomposição e ciclagem de nutrientes. SULKAVA et al. (2001) obtiveram resultados que comprovam essa afirmação, pois em experimentos em áreas plantadas com *Betula sp.*, os autores compararam áreas com e sem a fauna de solo e verificaram que na presença da fauna, a vegetação cresceu até três vezes mais do que nas áreas sem fauna. No mesmo experimento, estes autores verificaram também que tanto o C como o N foram influenciados pela presença da fauna, permitindo inclusive uma assimilação mais rápida deste último nutriente pela vegetação, principalmente na primeira fase de crescimento.

6. Considerações Finais

A utilização de organismos da biota do solo como um insumo que potencialize a produção vegetal, seja ela agrícola ou florestal, é bastante conhecida. A ampla utilização das associações entre rizóbios e leguminosas, ou entre fungos micorrízicos e uma grande variedade de plantas, têm feito parte de pacotes tecnológicos que visam otimizar a produção com insumos de baixo custo.

Da mesma forma, a utilização de minhocas no processo de produção de húmus, a vermicompostagem, têm sido objeto de

diplópodes (Figura 10). Isto pode ser um indício de uma maior quantidade de microsítios na serrapilheira que representam diferentes nichos para a colonização bacteriana. A atividade do tubo digestivo dos diplópodes promoveria uma maior homogeneização do material, além da restrição e estimulação diferencial dos microrganismos. Um extremo deste fato foi o que ocorreu para *T. corallinus*, onde 2 das 3 réplicas foram 100% semelhantes. No entanto, as réplicas 1 de *L. sorornus* e de *R. padbergi* se diferenciaram totalmente das demais réplicas, não demonstrando esse efeito homogeneizador por parte do diplópode.

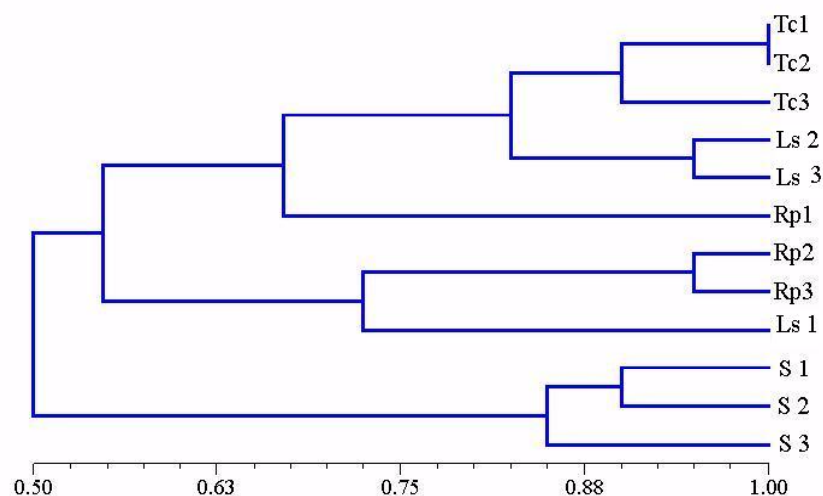


Figura 10 - Dendrograma construído a partir da análise de PCR-DGGE da comunidade bacteriana associada aos diplópodes, com 3 réplicas, submetidos à dieta de *P. guachapele*. (Tc-*T. corallinus*, Rp- *R. padbergi* e Ls- *L. sorornus*, S- serrapilheira)

Também de acordo com o dendrograma, as comunidades de serrapilheira apresentaram uma semelhança de 50 % com às das fezes de diplópodes, o que significa dizer, que pelo menos metade das bandas presentes nas fezes representam microrganismos associados ao tubo digestivo e que não foram ingeridos com a serrapilheira (Figura 10).

Um par de ovários tubulares fundidos encontra-se entre o intestino médio e o cordão nervoso ventral. Dois ovidutos se estendem para frente até o terceiro segmento, ou genital, onde cada um se abre em uma vulva. As vulvas são bolsas protráteis que se abrem na superfície ventral, perto das coxas. Os testículos ocupam posições correspondentes às dos ovários, mas são tubos pares com conexões transversais (Figura 8). A transferência dos espermatozoides nos diplópodes é indireta. Os órgãos copuladores geralmente são apêndices do corpo modificados (gonopódios) e essas estruturas são caracteres utilizados para a descrição taxonômica de gêneros e espécies (Barnes, 1984).

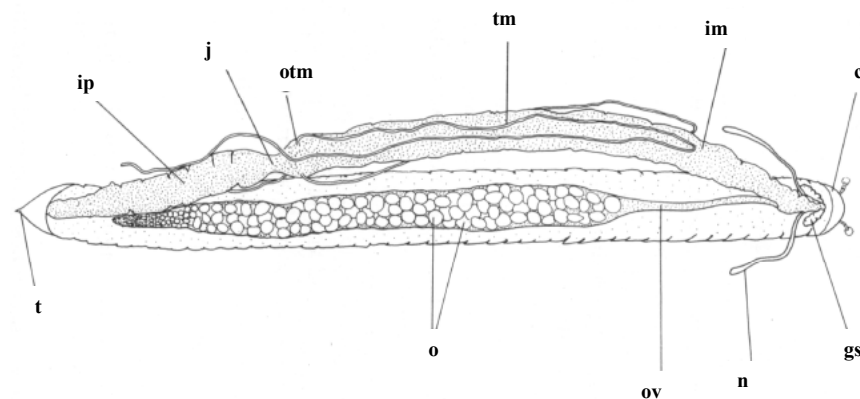


Figura 8 - Principais órgãos internos de uma fêmea juliforme de 3 cm de comprimento (modificado de BLOWER (1985). c- colo; gs- glândula salivar; im- intestino médio; ip- intestino posterior; j- junção entre as porções mediana e posterior do intestino; n- órgão nefridial; o- ovos no ovário; otm- origem do túbulo de Malpighi; ov- oviduto; t- telson; tm- túbulo de Malpighi.

3. Taxonomia da Classe Diplopoda

A classe Diplopoda é composta por duas subclasses: Penicillata e Chilognatha, sendo que na primeira há apenas uma única ordem, Polyxenida. Os polixênidos estão entre os menores e mais delicados diplópodes, normalmente inferiores a 4 mm. O corpo é recoberto de

tufos de cílios e o exoesqueleto não é impregnado por sais de cálcio, como ocorre com outros diplópodes.

Na subclasse Chilognatha encontramos todos os outros diplópodes, que são os gongôlos propriamente ditos. De acordo com a classificação proposta por ENGHOFF (1984), a classe Diplopoda encontra-se dividida em 15 ordens (Tabela 1).

Tabela 1- Classificação da Classe Diplopoda (ENGHOFF, 1984)

Classe Diplopoda
Subclasse Penicillata
Ordem Polyxenida
Subclasse Chilognatha
Infraclasse Pentazonia
Ordem Glomeridesmida
Ordem Sphaerotheriida
Ordem Glomerida
Infraclasse Helminthomorpha
<i>Helminthomorpha incertae sedis</i> : Ordem Siphoniulida
Subterclasse Colobognatha
Ordem Platydesmida
Ordem Siphonophorida
Ordem Polyzoniida
Subterclasse Eugnatha
Superordem Nematophora
Ordem Stemmiulida
Ordem Callipodida
Ordem Chordeumatida
Superordem Merocheta
Ordem Polydesmida
Superordem Juliformia
Ordem Spirobolida
Ordem Spirostreptida
Ordem Julida

CORREIA (2003) avaliou a diversidade de grupos de bactérias das fezes de três espécies de diplópodes e serrapilheira de uma leguminosa de decomposição rápida, *Pseudosamanea guachapelle*, através de um gradiente de desnaturação de 20 a 50% utilizando uréia e formamida em um gel de poliacrilamida. As bandas de DNA mostraram diferenças em relação às espécies de diplópodes e o tipo de material (fezes ou serrapilheira) (Figura 9). Um maior número de bandas foi observado nas amostras provenientes das fezes do diplópode *Trigoniulus corallinus*, seguido de *Leptogoniulus sorornus* e por fim *Rhinocricus padbergi*. A maioria das bandas não se achava presente nas amostras de serrapilheira, sugerindo uma colonização bacteriana a partir do tubo digestivo. Esta seria uma evidência de que os diplópodes possuem uma comunidade bacteriana simbiótica permanente associada ao tubo digestivo, e que não se encontra presente no ambiente da serrapilheira.

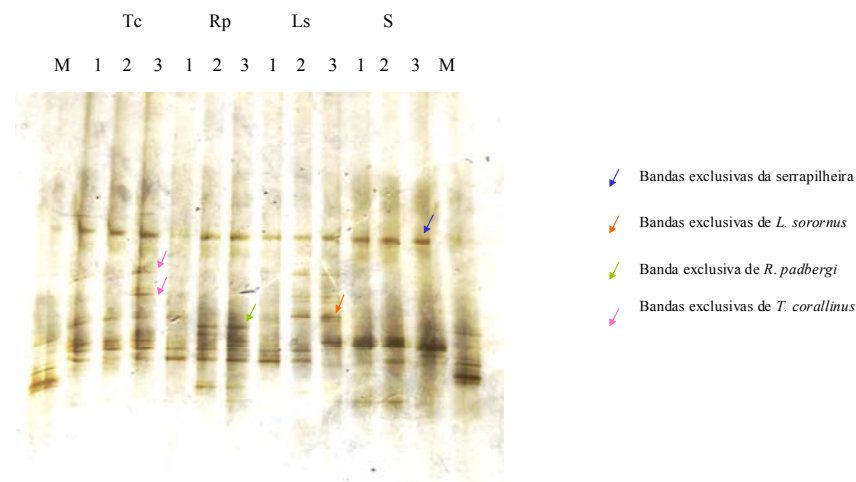


Figura 9 - Análise de DGGE do DNA amplificado por PCR de fragmentos de 16S rDNA das comunidades de diplópodes associadas a *P. guachapelle*, com 3 réplicas. (M = Marcador de peso molecular)

Outro dado interessante é que de acordo com a análise de agrupamento realizada, as amostras de serrapilheira apresentaram uma menor semelhança entre si do que as amostras de fezes de

A falta de conhecimento das associações entre invertebrados e microrganismos, é decorrente principalmente de limitações metodológicas no estudo das comunidades microbianas. Os métodos de que se dispunha até recentemente, e que implicavam no crescimento dos microrganismos em meios de cultura, contribuíam mais para a quantificação do que para a análise de atributos da comunidade microbiana, tais como a estrutura e diversidade (KOZDRÓJ & VAN ELSAS, 2001). Análises mais rápidas e detalhadas são obtidas utilizando-se técnicas de *fingerprint* do DNA (tais como ARDRA, RISA, *nifH*-RFLP, DGGE, TGGE, SSCP) que surgiram como alternativa para o estudo de caracterização molecular das estruturas de comunidades presentes em diversos ambientes (MUYZER et al., 1993; RANJARD et al., 2000; MARTIN-LAURENT et al., 2001). Estas técnicas tem permitido estudos mais refinados dos membros da comunidade microbiana, incluindo aqueles reconhecidos como viáveis mas não cultiváveis. Os resultados tem mostrado que tanto para bactérias como para fungos, a utilização do DNA total tem permitido a identificação de novos grupos, aumentando substancialmente o conhecimento da diversidade da microbiota do solo.

A técnica mais comumente usada nos estudos com gens 16S rRNA tem sido a eletroforese em gradiente de gel desnaturante (DGGE, MUYZER et al., 1993), que separa produtos de mesmo tamanho, mas diferentes seqüências, por desnaturação química (PROSSER, 2002). Após os géis serem corados, os padrões de bandas podem ser usados para comparar comunidades, ou a mesma comunidade após alguma perturbação. Da mesma forma, a intensidade das bandas permite uma semi-quantificação da abundância relativa (MCCAIG et al., 1999, 2001)

Mesmo que espécies de microrganismos com baixíssimas densidades não sejam detectadas nos perfis de comunidades gerados por PCR-DGGE, os perfis de comunidade obtidos são especialmente úteis para se verificar os efeitos de diferentes fatores ambientais na composição de comunidades bacterianas, o que pode ser avaliado utilizando-se técnicas de análise multivariada (MARSCHNER et al., 2001).

No Brasil até o momento foram encontrados representantes de apenas 6 ordens: Polyxenida, Polyzoniida, Stemmiulida, Spirobolida, Spirostreptida e Polydesmida (Tabela 2). As três últimas ordens são as mais abundantes e diversas nas áreas tropicais, o que inclui o Brasil. Apesar dessas regiões serem consideradas como as de maior riqueza de espécies e de tipos ecomorfológicos de diplópodes, a região neotropical tem até o momento cerca de 1.100 a 1.200 espécies/subespécies descritas, o que se equivale aproximadamente ao descrito para a América do Norte ou Europa (GOLOVATCH et al., 1995). Isso se deve sem dúvida à carência de taxonomistas do grupo no neotrópico. No Brasil, o maior avanço na descrição de espécies, gêneros e até mesmo famílias de diplópodes foi feito por Otto Schubart, um biólogo alemão que imigrou para o Brasil na década de 30 e que veio a falecer em 1961. Por ter estado vinculado a instituições de São Paulo e Rio de Janeiro, a maior parte das espécies descritas abrangem estes dois estados, embora tenha trabalhado em espécimes coletados desde as Guianas, até a Argentina.

Mais recentemente, a região do entorno de Manaus tem sido alvo das pesquisas de alguns taxonomistas estrangeiros (HOFFMAN, 1984; Golovatch, 1992ab, 1994).

Tabela 2- Número de ordens, famílias, gêneros e espécies de diplópodes descritos para o Brasil e o mundo (a partir de HOFFMAN, 1979; GOLOVATCH et al., 1995).

	No Mundo	No Brasil
Ordens	15	6 Polyxenida Polyzoniida Stemmiulida Spirobolida Spirostreptida Polydesmida
Famílias	112	13 -20
Gêneros	1637	111
Espécies	8.000 -10.000 (descritas) 80.000 (estimadas)	1.100 -1.200 (descritas na Região Neotropical)

De acordo com KNYSAK & MARTINS (1999), as coleções mais importantes de Diplopoda no Brasil encontram-se no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e no Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ). No exterior, as coleções de maior relevância que incluem espécimens brasileiros são:

- Musée de Zoologie de l'Université et de la Ville de Nancy (França).
- Muséum National de Histoire Naturelle, Paris (França).
- Zoologisk Museum, Universitets parken (Dinamarca).
- Virginia Museum of Natural History, Virginia (EUA).
- Museu Nacional de Historia Natural, Capitolio Nacional, La Habana (Cuba).
- Western Australian Museum (Australia).
- Russian Academy of Sciences, Moscou (Rússia).
- Zoologisches Institut Und Zoologisches Museum, Hamburgo (Alemanha).

De acordo com a nova lista da fauna silvestre brasileira ameaçada de extinção que foi publicada pelo Ministério do Meio Ambiente no dia 27 de maio de 2003, divulgada pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) no site <http://www.ibama.gov.br/fauna>, quatro espécies de diplópodes encontram-se ameaçadas de extinção. São elas:

- ✓ Ordem Polydesmida
 - ♦ Família Chelodesmidae
 - *Leodesmus yporangae* (Schubart, 1946) - SP
 - ♦ Família Cryptodesmidae
 - *Peridontodesmella alba* Schubart, 1957 - SP
 - ♦ Família Pyrgodesmidae
 - *Yporangiella stygius* Schubart, 1946 - SP

Chromatoiulus rossicus. Uma das comunidades habitava a parede interna do tubo digestivo e era dominada pelas famílias Enterobacteriaceae e Vibrionaceae, enquanto a outra habitava o conteúdo intestinal, com o predomínio de *Streptomyces*, *Pseudomonas* e bactérias corineformes. Além disso, as comunidades da serrapilheira diferiam das presentes nas fezes frescas. INESON & ANDERSON (1985) observaram um aumento no número de bactérias no tubo digestivo e fezes de *Glomeris marginata*. Por outro lado, o diplópode *Pachyulus flavipes* apresentou uma forte ação digestiva sobre leveduras, embora outros microrganismos fossem resistentes à digestão (Byzov et al., 1998ab). CORREIA (2003) observou que após a passagem da serrapilheira pelo tubo digestivo de 3 espécies de diplópodes, houve um incremento nas densidades de bactérias de 8 a 20 vezes, dependendo da espécie de planta ingerida. Por outro lado, os fungos e actinomicetos foram drasticamente reduzidos, sendo em alguns casos completamente eliminados.

Apesar da vital importância que os microrganismos têm para os processos digestivos (especialmente de celulose) dos diplópodes, não há evidências de que haja uma microflora simbiótica permanente e especializada, semelhante ao que ocorre para os térmitas (HOPKIN & READ, 1992). O mais provável é que os microrganismos ingeridos sejam de vida livre e ocorram em baixas densidades no ambiente, proliferando ao encontrar condições favoráveis e constantes do tubo digestivo, onde o pH é próximo à neutralidade e o ambiente é úmido e aeróbico (BIGNELL, 1989).

PRICE (1988) ao teorizar sobre a evolução das interações entre microrganismos e invertebrados, ressaltou que durante a maior parte do tempo evolutivo, os únicos substratos passíveis de colonização pelos microrganismos eram a água, o solo e os sedimentos. Com a evolução dos macrorganismos, os microrganismos passaram a ser utilizados como mutualistas, fornecendo complexas vias biossintéticas, que facilitaram uma extensa radiação adaptativa dos primeiros. De acordo com este autor, as atuais teias alimentares refletem antigas associações e sintetiza esta reflexão dizendo que "a ecologia recapitula a filogenia".

LAVELLE et al. (1995) agrupam essas interações em 4 tipos básicos:

- a. Digestão direta dos microrganismos pelos invertebrados do solo, que em alguns casos podem ser uma fonte importante de nutrientes para a fauna do solo (BYZOV et al., 1998a).
- b. A ocorrência de um “rúmen externo”, que permite a ação de microrganismos nas fezes dos invertebrados, promovendo uma maior disponibilidade de nutrientes (MARTIN & MARINISSEN, 1993).
- c. mutualismo facultativo, onde a microflora é ingerida acidentalmente com o solo ou a serrapilheira, e encontra no tubo digestivo dos invertebrados uma condição favorável para a sua multiplicação. BYZOV et al. (1998a) observaram a multiplicação de linhagens geneticamente modificadas de *Pseudomonas putida* e a redução de *P. stutzeri* e *Azospirillum brasilense*, após a passagem pelo tubo digestivo de alguns invertebrados, inclusive o diplópode *Pachyiulus flavipes*.
- d. As simbioses obrigatórias, como as já relativamente bem estudadas, interações entre térmitas inferiores e protozoários flagelados e bactérias, em regiões especializadas do tubo digestivo.

Todas essas interações promovem um sistema dinâmico e flutuante, que se reflete em mudanças temporais na atividade e composição de espécies da comunidade microbiana (TEUBEN & ROELOFSMA, 1990). Uma forma de explicar a importância dessas interações para o ecossistema foi proposta por LAVELLE et al. (1995), como o “paradoxo da Bela Adormecida”. De acordo com essa proposição, a comunidade microbiana, que muitas vezes se encontra dormente em determinados microsítios do solo, é ativada pela passagem no tubo digestivo da fauna do solo.

Alguns trabalhos realizados com o objetivo de investigar especificamente as interações entre microrganismos e diplópodes, registraram a ocorrência dos 4 tipos de interação citados acima. BYZOV et al. (1996), encontrou duas comunidades microbianas distintas no tubo digestivo dos diplópodes *Glomeris marginata* e

✓ Ordem Spirobolida

♦ Família Rhinocricidae

- *Rhinocricus padbergi* Verhoeff, 1938 - RJ

4. Importância dos Diplópodes na Ciclagem de Nutrientes

A estratégia de se alimentar de detritos vegetais, impõe uma severa limitação nutricional, já que ao chegar ao compartimento da serrapilheira, o material vegetal encontra-se empobrecido em nutrientes e outros compostos orgânicos solúveis. Dessa forma, os principais compostos orgânicos disponíveis são os que compõem a parede celular: celulose, hemicelulose e lignina (ABE & HIGASHI, 1991). O baixo valor nutricional é compensado de certa forma com uma elevada disponibilidade do recurso alimentar, já que em muitos casos até 90% da produção vegetal é incorporada ao sub-sistema decompositor (SWIFT et al., 1979). De fato, devido ao baixo valor nutricional e, portanto, à baixa eficiência de assimilação, os saprófagos ingerem grandes quantidades de serrapilheira e produzem fezes na mesma proporção (MARTIN & MARINISSEN, 1993). Além de compensar a pobreza nutricional com um aumento na taxa de ingestão, as simbioses com microrganismos com uma habilidade enzimática mais ampla, permitem a digestão e o aproveitamento parcial desses compostos (ABE & HIGASHI, 1991). BECK & FRIEBE (1981) demonstraram que o extrato do tubo digestivo do diplópode *Polydesmus angustus* era capaz de hidrolisar celulose, hemicelulose e pectina. Tais enzimas eram muito provavelmente derivadas dos microrganismos associados ao tubo digestivo.

Em alguns casos, parece haver a ocorrência de coprofagia em diplópodes, como no caso de *Apheloria montana*, que morre em um mês quando privado das suas fezes. Por outro lado, quando esse diplópode tem livre acesso às suas fezes, apresenta um aumento de peso de 16%, em cerca de 30 dias (MCBRAYER, 1973). No entanto, não existe nenhuma evidência de coprofagia para outras espécies tais como *Orthoporus ornatus* e *Glomeris marginata* (CRAWFORD et al., 1987; BIGNELL, 1989). A coprofagia é explicada pela

“hipótese do rúmen externo”, onde as fezes são um sítio de grande atividade microbiana e liberação de nutrientes que não estavam disponíveis na primeira passagem pelo tubo digestivo (PRICE, 1988). É provável que na maioria das espécies de diplópodes, a coprofagia seja importante quando o suprimento do alimento preferido é limitado. Em tais situações, a ingestão e assimilação direta de microrganismos, particularmente hifas de fungos presentes nas fezes pode ser mais importante do que o consumo de serrapilheira, como o que foi verificado para isópodes por HASSAL & RUSHTON (1982).

As avaliações de consumo de serrapilheira por diplópodes estão restritas a poucos trabalhos, cuja metodologia é muito variável, o que não permite muitas comparações. DAVID (1988) encontrou um consumo máximo de 38,1 mg de serrapilheira por indivíduo em um período de dez dias para uma pequena espécie de diplópode da ordem Iulida de região temperada. STRIGANOVA & PRISHUTOVA (1990) registraram um consumo que variou de 49,3 a 78,4 mg de serrapilheira indivíduo⁻¹ dia⁻¹ para uma espécie de diplópode habitante de estepes russas. CORREIA (1994) estimou que o consumo de serrapilheira de quatro espécies de diplópodes em uma área de Mata Atlântica no norte do estado do Espírito Santo era da ordem de 27g ha⁻¹ dia⁻¹. Em alguns habitats, os diplópodes são responsáveis pela ingestão de mais de 5-10% da serrapilheira produzida anualmente. DANGERFIELD & MILNER (1996) estimaram que o consumo de serrapilheira também de quatro espécies de diplópodes em florestas e savanas do sul da África era respectivamente de 6% e 39% da serrapilheira depositada. CORREIA (2003) estimou o consumo de serrapilheira de 3 espécies de diplópodes que variou de 7 mg indivíduo⁻¹ dia⁻¹ a 338 mg indivíduo⁻¹ dia⁻¹. A espécie de diplópode que apresentou o maior potencial de consumo foi *Leptogoniulus sorornus*, seguido de *Trigoniulus corallinus* e *Rhinocricus padbergi*. Houve preferência alimentar pela serrapilheira da leguminosa de decomposição rápida *Pseudosamanea guachapele*, que foi intensivamente consumida por todas as espécies de diplópodes. *Acacia mangium* foi a segunda espécie de planta mais consumida, e por fim *Eucalyptus grandis* que apresentou os menores consumos. Ao reunirem-se os dados de

grupos de artrópodes de solo que possuem o exoesqueleto calcificado (HOPKIN & READ, 1992). Na espécie temperada *Glomeris marginata*, a cutícula é mineralizada com carbonatos de cálcio e magnésio, que por sua vez, representam cerca de 70% do peso seco do exoesqueleto. Em algumas outras espécies o cálcio chega a representar quase 10% do peso seco do animal (ROTH-HOLZAPFEL, 1990). Por sua vez, o potássio tem dupla função para os diplópodes. Além do íon K⁺ ajudar a manter a osmolaridade da hemolinfa, o urato de potássio acumula-se na forma de grandes corpos esféricos no corpo gorduroso (HOPKIN & READ, 1992). ANDERSON & INESON (1983) sugeriram que o urato de potássio pode ser uma forma de reserva de nitrogênio para ser usada quando o alimento disponível apresentar baixos teores deste elemento. Em experimentos de laboratório CORREIA (2003), observou que nas fezes dos diplópodes foram encontrados menores teores de Ca, C e relação C/N e maiores teores de Mg, P, N do que os existentes na serrapilheira utilizada como alimento.

5. Interações com Microrganismos

A fauna do solo interage com as comunidades microbianas do solo de maneira direta, através da sua atividade alimentar, ou de maneira indireta através da modificação estrutural do habitat, dispersão de propágulos e excreção de dejetos ricos em nutrientes (BARDGETT et al., 1998). Geralmente, o efeito global dessas interações é um aumento nas taxas de ciclagem de nutrientes (INESON et al., 1982) e uma maior absorção pelas plantas desses nutrientes disponíveis (INGHAM et al., 1985). O solo e a serrapilheira utilizada como alimento pela fauna do solo são colonizados por uma ampla variedade de microrganismos, que muito provavelmente foram ou serão em algum momento, submetidos à passagem pelo tubo digestivo dos invertebrados do solo (ABBADIE & LEPAGE, 1989; BAROIS, 1987).

Os tipos de interação que ocorrem entre os microrganismos e a fauna de solo são tão ou mais diversos quanto essas duas comunidades, e com poucas exceções foram investigados a fundo.

provavelmente pelo sinergismo destas duas vias (COÛTEAUX et al., 2002).

O que ocorre com a serrapilheira no tubo digestivo dos diplópodes, apresenta efeitos diretos para o animal, pela digestão e assimilação de nutrientes, o que permite a sua sobrevivência, crescimento e reprodução. Por outro lado, o que não é digerido, ou não é assimilado, é eliminado nas fezes e têm influência direta na ciclagem de nutrientes que ocorre no solo. Os diplópodes mobilizam nutrientes presos na serrapilheira e enriquecem o solo com N, C, Ca, Mg, P e K, em situações de microcosmos (SMIT & VAN AARDE, 2001). Esse enriquecimento é fruto de uma elevada capacidade de consumo de serrapilheira, aliada a uma elevada atividade microbiana nas fezes dos diplópodes. Durante a passagem da serrapilheira pelo tubo digestivo, esse material é triturado, o que aumenta a sua superfície específica, umedecido e enriquecido com microrganismos. Esse efeito catalisador é comparado ao que acontece no rúmen de alguns mamíferos, com a particularidade de estar fora do corpo do animal, mais precisamente nas suas fezes, sendo chamado de "rúmen externo" (SWIFT et al., 1979).

De acordo com TEUBEN & VERHOEF (1992), para quantificar a contribuição direta dos artrópodes do solo para a ciclagem de nutrientes é necessário que se analise tanto a biomassa animal como uma fonte de nutrientes, quanto o efeito da passagem de serrapilheira pelo tubo digestivo na disponibilização dos mesmos. Estes autores observaram que a biomassa de diplópodes era uma fonte de nutrientes riquíssima, possuindo cinco vezes mais K, vinte vezes mais Ca, três vezes mais Mg, dezessete vezes mais PO_4^{3-} e quatro vezes mais N que a serrapilheira original. Neste mesmo trabalho, observou-se que no caso de isópodes, as concentrações de K e Ca eram significativamente superiores nas fezes que na serrapilheira, enquanto que a de PO_4^{3-} era significativamente inferior. As concentrações de Mg, N, C e a relação C/N não diferiram estatisticamente entre estes dois compartimentos. Em um trabalho com isópodes, que apresentam funcionalidade semelhante aos diplópodes, as concentrações de Ca e Mg foram diminuídas em relação à serrapilheira (TEUBEN & ROELOFSMA, 1990). É importante ressaltar que diplópodes e isópodes são os únicos

densidade de *L. sorornus* e os de consumo, observou-se que esta espécie é capaz de consumir até 2,43 kg serrapilheira $\text{ha}^{-1} \text{dia}^{-1}$ de *A. mangium*, 6,21 kg serrapilheira $\text{ha}^{-1} \text{dia}^{-1}$ de *P. guachapele* e apenas 0,30 serrapilheira $\text{ha}^{-1} \text{dia}^{-1}$ de serrapilheira de *E. grandis*. Em um mês de grande abundância de diplópodes, como março de 1998 (cerca de 28.000 indivíduos ha^{-1}), o consumo mensal de serrapilheira de *P. guachapele* pode chegar a 186 kg serrapilheira ha^{-1} .

Variações nas taxas individuais de consumo podem ser atribuídas a diversos fatores, como por exemplo, a preferência alimentar e a taxa metabólica da espécie de diplópode. De acordo com KHEIRALLAH (1978), os diplópodes apresentam uma clara preferência alimentar por folhas derivadas de determinadas espécies de árvores. Além disso, é necessário também um certo grau de decomposição prévio, para torná-las palatáveis aos animais. Tais preferências têm sido relacionadas tanto ao teor de nutrientes, como ao nível de defesas químicas nas folhas. De acordo com ABE & HIGASHI (1991), as plantas produzem vários tipos de substâncias secundárias, como alcalóides, terpenóides e cianetos que constituem uma barreira alimentar, superada por apenas 9 das 29 ordens de insetos. A qualidade da serrapilheira, geralmente determinada pelas relações C/N e lignina/N, não foi capaz de alterar as taxas de consumo e crescimento de isópodes, mas se reverteu em uma maior mortalidade em serrapilheiras com valores elevados para essas relações (HÄTTENSCHWILER & BRETSCHER, 2001).

A macrofauna do solo é conhecida por contribuir significativamente para a fragmentação da serrapilheira, o que favorece a instalação de fungos e bactérias, aumenta a superfície disponível para colonização, além de acelerar a decomposição. De acordo com TAJOVSKÝ et al. (1992) invertebrados saprófagos do solo, tais como diplópodes, isópodes e larvas de dípteros podem consumir de 20 a 100 % da serrapilheira aportada a cada ano. Uma outra estimativa de consumo é dada por SEASTEDT (1984) e encontra-se entre 20 e 30% da produção anual de serrapilheira. Nestes casos, grande parte da serrapilheira produzida passa pelo tubo digestivo desses animais, o que contribui indiretamente para a formação do

solo, através da incorporação de matéria orgânica às camadas superiores do solo (COUTEX et al., 2002).

As fezes dos invertebrados do solo são compostas de material vegetal não digerido, partículas minerais e microflora do solo, e apresentam maiores valores de pH, teor de água e superfície específica do que a serrapilheira original (TAJOVSKÝ et al., 1992). É provável que estes animais obtenham os nutrientes necessários tanto por assimilação direta da serrapilheira como também pela digestão dos microrganismos que colonizam esse microambiente. No entanto, não está claro em que situações uma fonte alimentar pode ser mais importante do que outra. BIGNELL (1989) demonstrou experimentalmente que os diplópodes são muito eficientes na assimilação de microrganismos que colonizam a serrapilheira. Enquanto a eficiência de assimilação de C oriundo da serrapilheira era de cerca de 18%, no caso do C proveniente de diferentes compostos associados a 5 espécies de microrganismos, a menor eficiência era de 69%, alcançando valores de até 96%.

Os tecidos microbianos representam um alimento com alta qualidade nutricional para os animais fornecendo um grande suprimento de N e P a um custo metabólico baixo para o consumidor (SWIFT et al., 1979). Por outro lado, a serrapilheira representa um recurso abundante, porém pobre em nutrientes essenciais e com uma grande percentagem de compostos estruturais, de difícil degradação para os animais em geral.

Os diplópodes utilizam esse tipo de recurso alimentar em duas etapas. A primeira etapa envolve uma rápida assimilação de material solúvel disponibilizado após a quebra mecânica realizada pelas mandíbulas. Os nutrientes passam através da membrana peritrófica, que é uma membrana protéica secretada pelo intestino médio, e que envolve o alimento, e são assimilados pelas microvilosidades (HOPKIN & READ, 1992). O tamanho das partículas que chegam ao intestino médio está diretamente relacionado à densidade de dentes presentes na lamela pectinada, que faz parte da mandíbula (KÖHLER & ALBERTI, 1990). Desta forma, quanto menores forem esses fragmentos que passam pelo

tubo digestivo, maior é a assimilação de compostos solúveis (KÖHLER et al., 1991).

A segunda etapa de assimilação de nutrientes ocorre após a digestão do alimento. As enzimas digestivas secretadas pelos diplópodes nas glândulas salivares e no epitélio do intestino médio, se somam às enzimas secretadas pelos microrganismos e promovem uma cascata de reações enzimáticas (HOPKIN & READ, 1992). Para muitas espécies de diplópodes foram detectadas enzimas capazes de digerir lipídeos, proteínas e carboidratos simples (KAPLAN & HARTENSTEIN, 1978; NEUHAUSER & HARTENSTEIN, 1976; NEUHAUSER et al., 1978). No entanto, existe alguma controvérsia sobre a capacidade dos diplópodes de digerirem compostos vegetais mais refratários. NEUHAUSER et al. (1978) demonstraram experimentalmente que *Oxidus gracilis* era incapaz de degradar lignina. Por outro lado, em um trabalho anterior de NEUHAUSER & HARTENSTEIN (1976) foi observada no diplópode *Pseudopolydesmus serratus* a capacidade de degradar compostos lignificados, mesmo quando estes eram injetados diretamente no sangue, inviabilizando uma possível contribuição de enzimas microbianas, que estariam associadas ao tubo digestivo.

Com relação à degradação de celulose existe a mesma controvérsia. Extratos digestivos de *Polydesmus angustus* foram capazes de hidrolisar celulose, hemicelulose e pectina (BECK & FRIEBE, 1981), enquanto nenhuma atividade celulolítica foi observada em *Glomeris marginata* (JOCTEUR MONROZIER & ROBIN, 1988). É muito provável que também as celulasas sejam de origem microbiana como foi observado por TAYLOR & CRAWFORD (1982). No entanto, em uma outra espécie desse mesmo gênero, *Glomeris hexasticha*, foi detectada atividade das enzimas xilanase, alfa-amilase e celulase no tubo digestivo deste diplópode, mesmo após um tratamento bacteriostático, indicando que estas enzimas eram originárias do animal e não apenas dos microrganismos (URBASEK & TAJOVSKÝ, 1982). O que se conclui diante dessa gama de evidências é que a degradação de componentes estruturais da serrapilheira pode ser mediada por microrganismos, ser realizada diretamente pelo metabolismo animal, ou mais